Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **11**, 1989,
section A, n° 1 : 253-269.

Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés
2. Composition chimique élémentaire des os et dents de rongeurs provenant de pelotes de régurgitation

par Yannicke Dauphin, Christiane Denys et Alain Denis

Résumé. — La microanalyse localisée de dents et d'os de rongeurs frais et issus de pelotes de régurgitation de rapaces met en évidence des modifications de composition chimique. Ces modifications, dues à la digestion subie lors de la formation des pelotes, varient selon des paramètres encore difficiles à préciser. Toutefois les sites sont caractérisés par des éléments mineurs, malgré les variations de chaque tissu (os, émail et dentine). Les épiphyses osseuses n'ayant pas été analysées, la dentine est le tissu le plus modifié dans l'ensemble des sites étudiés. Cela est probablement lié à sa structure poreuse qui favorise la circulation des sucs digestifs. Ces modifications de composition doivent avoir des répercussions sur le comportement des diverses pièces lors des phases ultérieures de la fossilisation. Par cette méthode d'analyse, associée à des observations macro- et microstructurales, on peut espérer définir des critères quantitatifs qui permettront de déterminer si un gisement de rongeurs fossiles résulte ou non d'une accumulation primaire par des rapaces.

Abstract. — The technique of localized microanalysis of fresh teeth and bones, and of pieces issued from raptors regurgitation pellets makes it possible to detect modifications in their chemical composition. These changes, related to digestion in the case of pellets extracted bones and teeth, vary according parameters still difficult to precize. However, each site shows main characteristics, despite some variations in the different tissues (bone, enamel and dentin). The greatest alterations affect the dentine, but the porous epiphysial bone has not been studied. The dentinal canalicules probably favorize the circulation of digestive juices. The chemical changes must have repercussions upon the behavior of skeletal elements in more advanced stages of fossilization. This method, associated with macro- and microscopic observations, would bring new quantitative criteria to determine the origin of fossil rodent site, and to recognize primary concentration of raptors regurgitation pellets.

Y. Dauphin et A. Denis, *URA 723 du CNRS, Laboratoire de pétrologie sédimentaire et paléontologie, Bât. 504, Université Paris 11-Orsay, 91405 Orsay cedex.*
C. Denys, *Laboratoire de paléontologie des vertébrés, T25 E3, 4 pl. Jussieu, Université Paris 6, 75252 Paris cedex 05.*

Introduction

Les pelotes de régurgitation de rapaces sont bien connues pour être des concentrations de forte densité d'os et de dents de microvertébrés. A ce titre, elles sont donc susceptibles d'être le point de départ le plus courant des assemblages de microfossiles (Chaline & Mein, 1979 ; Jaeger, 1979). Par rapport à la succession d'événements qui préside à la formation d'un gisement de fossiles de grands vertébrés, le passage d'un animal entier dans un tube digestif (ce

qui est le cas des proies des oiseaux rapaces) apparaît comme un événement supplémentaire dont les conséquences sont encore très mal connues. En effet, les modifications subies pendant la digestion par un rapace peuvent affecter la composition du gisement par la conservation préférentielle de certains os ou dents, par les cassures, etc. Ainsi, quelques travaux récents ont mis en évidence certaines caractéristiques du contenu de pelotes actuelles : composition faunique, représentation des divers éléments squelettiques, pourcentages de fracturation... (Dodson & Wexlar, 1979; Denys, 1985, 1986). A ces données, ont été ajoutées des observations effectuées au microscope électronique à balayage (Denys, 1985, 1986) sur l'état de surface et l'aspect des cassures. Là encore, quelques critères ont pu être dégagés par cette méthode d'étude.

Mais si les modifications d'aspect sont liées à la structure des os et des dents, elles dépendent également de leur composition chimique. Or les compositions chimiques initiales des tissus osseux et dentaires sont différentes, et doivent être affectées de façon hétérogène par la digestion. En outre, les changements de la composition chimique originelle doivent modifier la résistance des os et des dents lors des processus d'altération ultérieurs. Leur comportement à la diagenèse sera lui aussi dépendant des modifications intervenues pendant cette phase.

Dans l'état actuel des connaissances, les données relatives d'une part aux conditions de digestion de rapaces restent rares et éparses, d'autre part les analyses chimiques des squelettes dans des pelotes actuelles semblent absentes. Avant d'entreprendre l'analyse de gisements fossiles, nous avons donc étudié les modifications induites par la digestion des rapaces sur la composition des os et dents de rongeurs dans des pelotes de rapaces sauvages actuels.

Matériel et méthodes d'étude

Lors de travaux antérieurs (Dauphin, Denys & Denis, 1988; Dauphin & Denys, 1988), nous avons testé la fiabilité de la microanalyse localisée en spectrométrie dispersive en énergie pour établir la composition chimique d'os et de dents de rongeurs actuels sauvages. Dans le présent travail, les spécimens issus des pelotes de réjection ont été préparés et analysés selon des méthodes identiques.

Les pelotes de réjection proviennent de plusieurs zones géographiques de climat différent. Des pelotes relativement fraîches de chouette effraie, contenant *Apodemus* et *Arvicola*, ont été collectées dans la région de Caen (France). Par sa composition faunique et sa localisation, c'est l'échantillon le plus proche des références choisies pour les tissus frais (rongeurs sauvages du Bassin parisien). D'autres pelotes ont été récoltées à Tighenif (Algérie) ; d'après leur contenu et la conservation — grand nombre de restes d'oiseaux, abondance de poils, faible adhérence des pelotes mal agglutinées, faible quantité d'os intacts... — elles ont été probablement accumulées par des faucons crécerelles. Elles contenaient surtout des Muridés et des Gerbillidés. Un autre lot de petites pelotes bien soudées, de couleur rougeâtre, provient d'une localité non connue du Maroc. Vraisemblablement dues à un rapace nocturne de petite ou moyenne taille, elles renfermaient une forte proportion de crânes et d'os de Gerbillidés. Quant aux pelotes d'Olduvai (Tanzanie), elles contenaient des crânes entiers de Muridés et Gerbillidés, généralement bien conservés. Elles proviennent d'un rapace d'assez grande taille.

Les pelotes ont été désagrégées dans de l'eau avec, dans le cas de pelotes très durcies, un passage aux ultra-sons afin d'éviter une humidification trop prolongée. Après dispersion dans

l'eau, les pelotes ont été filtrées, puis mises à sécher. Le résidu a alors été trié à la pince, sous binoculaire.

L'appareil utilisé est une microsonde EDS (spectrométrie dispersive en énergie) Link AN 10000 couplé au MEB SEM 505 Philips (URA 723 du CNRS, Université Paris XI-Orsay), qui possède un programme (ZPB) conçu pour l'analyse des surfaces rugueuses et des particules. Contrairement aux programmes classiques (ZAF) qui permettent de traiter uniquement des surfaces parfaitement polies, ce programme ZPB permet d'effectuer des analyses sur des surfaces faiblement décalcifiées.

Les échantillons ont été inclus dans de la résine (Scandiplast) avant d'être polis à la pâte diamantée, puis soumis à une légère attaque acide (acide formique 5 % de 5 à 10 secondes). Ils ont été ensuite recouverts d'une couche de carbone. Dans ces conditions, la légère attaque acide subie par les échantillons suffit à révéler les détails microstructuraux permettant un repérage aisé et précis des points à analyser, ce qui n'est pas le cas pour les surfaces parfaitement polies. Les résultats obtenus par cette méthode sont identiques à ceux acquis, pour les mêmes spécimens, sur des surfaces polies avec le programme ZAF.

Pour chaque point, le temps de comptage est de 30 s, avec un diamètre de faisceau de 200 nm et une tension de 15 kV. Le standard est un cobalt. Le système permet l'analyse simultanée de 18 éléments. Compte tenu de la composition des dents et os, et des impératifs dus à la technique (les éléments très légers ne sont pas analysables, limites de détection...), les éléments suivants ont été choisis : Ca, P, Mg, S, Na, Fe, Zn, Sr, Cl. Les résultats présentés sont des moyennes calculées sur un minimum d'une dizaine d'analyses par tissu et par spécimen.

Données antérieures

1. **Composition des divers tissus chez les rongeurs** (fig. 1)

L'os frais renferme environ 65 % de constituants minéraux en poids frais. Chez les rongeurs, il contient en moyenne 26 % de Ca et 14 % de P, aucune différence significative

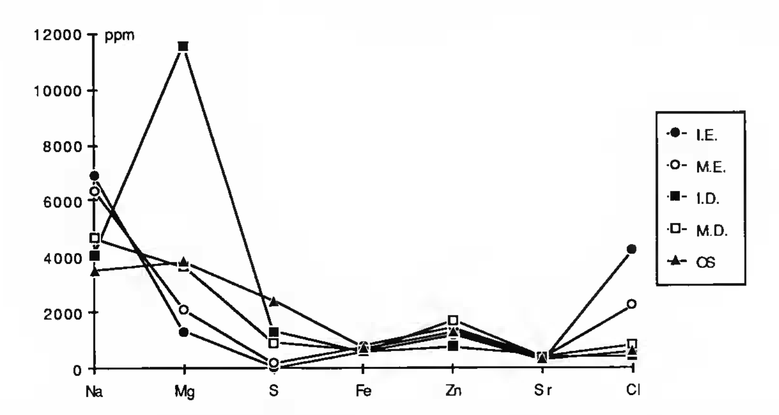


Fig. 1. — Teneurs en éléments mineurs des os et dents de rongeurs frais.
Abréviations communes à toutes les figures : I.E. : émail des incisives ; M.E. : émail des molaires ; I.D. : dentine des incisives ; M.D. : dentine des molaires.

TABLEAU I. — Teneurs en ppm, en éléments majeurs et mineurs des tissus osseux frais et des pelotes. Les chiffres gras correspondent aux valeurs maximales observées pour un élément donné. m : moyenne; *s* : écart-type; N : nombre d'analyses effectuées.

		OLD	TIGH	MAR	FRA	FRAIS
	N	44	51	52	36	150
Na	m	3350	**4560**	3400	4420	3395
	s	*1630*	*1794*	*1870*	*1006*	*2342*
Mg	m	3710	3990	3500	**4025**	3690
	s	*936*	*975*	*1313*	*697*	*1493*
S	m	1860	**3690**	3580	2990	2380
	s	*618*	*1613*	*1034*	*552*	*1040*
Fe	m	610	**915**	860	400	725
	s	*621*	*831*	*765*	*477*	*952*
Zn	m	1010	935	870	**1760**	1300
	s	*1390*	*1283*	*1292*	*1350*	*2124*
Sr	m	**1325**	330	540	150	330
	s	*1030*	*848*	*756*	*506*	*740*
Cl	m	560	**3250**	740	565	665
	s	*445*	*1174*	*513*	*432*	*557*
P	m	136100	130600	134800	129800	**137700**
	s	*16186*	*10418*	*30690*	*11386*	*16925*
Ca	m	249800	238300	249600	241300	**256305**
	s	*26871*	*21792*	*60183*	*18411*	*32553*
Ca/P	m	1,84	1,82	1,85	1,86	1,86
Mg/P	m	0,027	0,031	0,026	0,034	0,027
Mg/Ca	m	0,015	0,017	0,014	0,018	0,014

Abréviations communes à tous les tableaux : OLD : Olduvai; TIGH : Tighenif; MAR : Maroc; FRA : France; FRAIS : tissus frais; I.E. : émail des incisives; I.D. : dentine des incisives; M.E. : émail des molaires; M.D. : dentine des molaires; I : incisive; M : molaire; E : émail; D : dentine.

n'ayant été observée entre les divers types d'os analysés (os longs, mandibules ou crânes par exemple). Il comporte des éléments mineurs nombreux, en quantités variables (tabl. I), notamment S, Mg et Na (fig. 1) (DAUPHIN, DENYS & DENIS, 1988). Le rapport Ca/P, égal à 1,67 dans l'apatite pure, atteint 1,86 dans les os frais de rongeurs, valeur supérieure aux variations signalées : 1,54 à 1,73 pour les apatites d'origine biologique (PARAMJIT SINGH, 1986).

L'émail est le tissu le plus fortement minéralisé puisqu'il contient environ 96 % de constituants minéraux; chez les rongeurs les teneurs en P et Ca sont d'ailleurs les plus élevées, notamment dans les incisives (DAUPHIN, DENYS & DENIS, 1988; DAUPHIN & DENYS, 1988). Le rapport Ca/P de ces dernières est toutefois inférieur à celui des molaires, lui-même inférieur à celui de l'os (tabl. II). L'émail est également caractérisé par sa faible teneur en S et sa forte teneur en Na (fig. 1). Il est riche en Cl chez les incisives. Mg est en faible quantité, pour les deux types dentaires (tabl. II).

La composition de la dentine est assez voisine de celle de l'os, avec un degré de minéralisation légèrement supérieur : 70 %. Les analyses effectuées sur les dents de rongeurs ont mis en évidence la différence de composition entre incisives et molaires. La différence la plus importante affecte Mg (tabl. III), et est peut-être liée aux modes de croissance dissemblables chez les spécimens étudiés : croissance continue pour les incisives, achevée pour les molaires. La dentine des incisives est également plus riche en S que celle des molaires, mais

TABLEAU II. — Teneurs en ppm, en éléments majeurs et mineurs de l'émail des incisives et des molaires, dans les tissus frais et les pelotes. Les chiffres gras correspondent aux valeurs maximales observées pour un élément donné. m : moyenne; *s* : écart-type; N : nombre d'analyses effectuées.

		OLD		TIGH		MAR		FRA		FRAIS	
		I.	M.	I.	M.	I.	M.	I.	M.	I.	M.
	N	31	35	25	21	28	30	34	35	22	21
Na	m	7600	**7750**	6460	7310	5520	5840	7580	7120	6900	6360
	s	*2118*	*1848*	*1555*	*1276*	*1341*	*1682*	*1568*	*1527*	*1402*	*2185*
Mg	m	6900	**7055**	1325	1250	2920	1355	1020	1370	1300	2090
	s	*6062*	*4062*	*1218*	*545*	*2198*	*613*	*743*	*743*	*461*	*1005*
S	m	900	**915**	190	180	790	360	180	240	10	180
	s	*1132*	*898*	*238*	*238*	*719*	*508*	*269*	*319*	*43*	*372*
Fe	m	735	815	705	400	710	760	530	**900**	590	780
	s	*544*	*822*	*674*	*519*	*703*	*497*	*460*	*722*	*383*	*755*
Zn	m	985	1245	1425	1140	1610	1220	1805	**1830**	1200	1445
	s	*1155*	*1550*	*1440*	*1382*	*1218*	*1537*	*1759*	*1631*	*1224*	*1331*
Sr	m	950	**1395**	400	250	290	130	205	110	240	370
	s	*1136*	*1217*	*740*	*455*	*589*	*491*	*526*	*317*	*416*	*661*
Cl	m	2595	2460	3425	3120	3610	3130	3420	2820	**4200**	2250
	s	*581*	*363*	*578*	*447*	*641*	*755*	*504*	*406*	*462*	*825*
P	m	180900	181700	183010	188100	168210	174810	185200	187000	**191780**	186610
	s	*10689*	*9966*	*12279*	*8821*	*10827*	*14022*	*10733*	*9895*	*8483*	*17655*
Ca	m	329900	330300	335120	343600	311490	326640	337700	**347500**	346600	342000
	s	*15816*	*14027*	*19716*	*16154*	*19859*	*18396*	*19342*	*18331*	*18765*	*30573*
Ca/P	m	1,82	1,82	1,83	1,83	1,85	1,87	1,82	1,86	1,81	1,83
Mg/P	m	0,037	0,039	0,007	0,007	0,027	0,007	0,005	0,007	0,007	0,014
Mg/Ca	m	0,020	0,021	0,004	0,004	0,015	0,004	0,003	0,004	0,004	0,007

TABLEAU III. — Teneurs en ppm, en éléments majeurs et mineurs de la dentine des incisives et des molaires, dans les tissus frais et les pelotes. Les chiffres gras correspondent aux valeurs maximales observées pour un élément donné. m : moyenne; *s* : écart-type; N : nombre d'analyses effectuées.

		OLD		TIGH		MAR		FRA		FRAIS	
		I.	M.	I.	M.	I.	M.	I.	M.	I.	M.
	N	30	19	30	29	27	29	35	35	20	21
Na	m	3730	3230	4705	4920	4180	3940	**5850**	4010	4050	4670
	s	*2016*	*5062*	*1395*	*1633*	*1478*	*1455*	*1717*	*1279*	*2231*	*1821*
Mg	m	5425	5345	**11575**	2780	3740	4290	9210	4880	11550	3630
	s	*2438*	*2790*	*2047*	*1032*	*943*	*1147*	*2908*	*2232*	*2552*	*881*
S	m	2750	**3850**	1445	2800	1970	2470	1270	3415	1320	905
	s	*1554*	*1110*	*488*	*829*	*751*	*2641*	*326*	*597*	*501*	*481*
Fe	m	650	816	600	610	**860**	630	500	610	560	590
	s	*866*	*708*	*494*	*586*	*855*	*581*	*592*	*484*	*506*	*798*
Zn	m	1540	860	2040	1380	1480	1535	1850	**2350**	750	1700
	s	*1723*	*1103*	*1557*	*1489*	*1485*	*1642*	*1694*	*1859*	*756*	*2372*
Sr	m	**1425**	1180	280	1050	290	220	250	390	415	38
	s	*1073*	*802*	*448*	*1127*	*543*	*476*	*431*	*523*	*494*	*102*
Cl	m	940	1030	430	**1980**	730	705	775	1370	450	835
	s	*542*	*543*	*346*	*578*	*327*	*461*	*465*	*756*	*327*	*610*
P	m	102000	72000	144650	138800	137570	148790	140400	112100	154545	**162850**
	s	*42278*	*9556*	*11745*	*21568*	*7719*	*15137*	*10440*	*15704*	*18734*	*10488*
Ca	m	168000	115000	228440	238000	248780	273185	228500	186400	249200	**299500**
	s	*70268*	*15736*	*28334*	*39842*	*15145*	*21854*	*17367*	*26127*	*36478*	*19937*
Ca/P	m	1,65	1,60	1,58	1,71	1,81	1,84	1,63	1,66	1,61	1,84
Mg/P	m	0,052	0,075	0,095	0,020	0,024	0,024	0,067	0,043	0,073	0,020
Mg/Ca	m	0,031	0,047	0,064	0,011	0,014	0,013	0,042	0,026	0,045	0,011

est moins riche en Cl (fig. 1). Les proportions de P et Ca diffèrent également, le rapport Ca/P de la dentine des molaires étant le plus élevé, et celui des incisives le plus faible de tous les tissus (tabl. III) (Dauphin, Denys & Denis, 1988 ; Dauphin & Denys, 1988). Des différences similaires dans la dentine des incisives et des molaires de lapins, pour le rapport Ca/P, avaient déjà été reconnues par Herman (1964). La dentine est moins riche en Na que l'émail, quel que soit le type dentaire.

Chaque tissu (os, émail et dentine) possède donc des teneurs caractéristiques en éléments majeurs et mineurs, qu'il faut toutefois moduler dans le cas des dents (Dauphin, Denys & Denis, 1988; Dauphin & Denys, 1988). Les rapports basés sur P, Ca et Mg différant également selon les tissus (tabl. I), constituent des références complémentaires.

Les corrélations entre éléments majeurs et mineurs sont variables. Les deux éléments les mieux corrélés sont évidemment P et Ca (tabl. IV : corrélation linéaire), avec la valeur la plus faible pour la dentine des molaires. Pour les éléments considérés, les corrélations les plus élevées en valeur absolue (> 50 %) se trouvent dans l'émail des molaires, les plus faibles (< 10 %) dans l'os et l'émail des incisives. En vue des applications paléontologiques de ces analyses, les corrélations Na-Cl et Fe-S ont été calculées. Seul l'émail des molaires montre une

Tableau IV. — Coefficients des corrélations linéaires entre éléments majeurs et mineurs, dans les tissus frais et les pelotes.

	OLD				
	OS	I.D.	I.E.	M.D.	M.E.
P - Ca	0,80	1,00	0,75	0,96	0,77
P - Mg	0,60	-0,68	-0,40	0,13	0,13
P - Na	0,10	0,55	0,25	-0,26	0,54
P - Sr	0,49	0,59	0,70	0,40	0,61
P - Fe	0,30	0,18	0,04	0,54	-0,25
P - Cl	-0,05	-0,57	0,55	0,06	0,46
P - S	-0,30	-0,88	-0,43	0,31	0,18
Ca - Mg	0,42	-0,68	-0,11	0,28	0,10
Ca - Na	-0,04	0,55	0,13	-0,24	0,66
Ca - Sr	0,44	0,56	0,34	0,28	0,30
Ca - Fe	0,25	0,18	0,10	0,39	-0,14
Ca - Cl	0,04	-0,56	0,28	0,17	0,41
Ca - S	-0,23	-0,88	-0,22	0,43	-0,02
Na - Cl	-0,26	-0,44	-0,36	0,43	0,00
Fe - S	-0,01	-0,21	0,34	0,08	-0,11

	TIGH				
	OS	I.D.	I.E.	M.D.	M.E.
P - Ca	0,90	0,88	0,67	0,97	0,87
P - Mg	0,33	-0,43	-0,07	-0,12	0,38
P - Na	0,20	0,12	-0,19	-0,08	0,35
P - Sr	0,14	-0,36	0,61	0,03	0,49
P - Fe	0,12	0,22	0,29	0,04	0,15
P - Cl	0,23	-0,14	0,66	-0,34	-0,05
P - S	-0,31	-0,32	-0,36	-0,63	-0,02
Ca - Mg	0,20	-0,73	-0,27	-0,10	0,35
Ca - Na	0,20	-0,02	-0,35	-0,11	0,34
Ca - Sr	-0,11	-0,52	0,13	-0,11	0,32
Ca - Fe	0,11	0,40	0,31	0,03	0,07
Ca - Cl	0,27	-0,31	0,34	-0,43	0,02
Ca - S	-0,41	-0,43	-0,06	-0,66	-0,12
Na - Cl	-0,03	0,38	0,17	0,18	0,16
Fe - S	0,20	-0,14	-0,05	-0,02	0,26

	FRAIS				
	OS	I.D.	I.E.	M.D.	M.E.
P - Ca	0,92	0,93	0,91	0,88	0,94
P - Mg	0,30	-0,07	0,16	-0,14	-0,51
P - Na	0,18	0,49	0,03	0,21	0,41
P - Sr	0,14	0,29	0,60	0,22	0,12
P - Fe	-0,17	0,16	-0,15	-0,18	0,48
P - Cl	0,07	-0,05	0,40	0,17	0,64
P - S	-0,11	-0,03	0,15	-0,27	-0,50
Ca - Mg	0,28	-0,34	0,08	-0,19	-0,62
Ca - Na	0,20	0,56	0,00	0,17	0,41
Ca - Sr	-0,01	0,16	0,46	0,17	-0,03
Ca - Fe	-0,18	0,10	0,00	-0,15	0,48
Ca - Cl	0,03	-0,10	0,39	0,10	0,66
Ca - S	-0,10	-0,24	0,11	-0,18	-0,64
Na - Cl	-0,06	-0,32	-0,32	-0,26	0,61
Fe - S	0,05	-0,05	-0,05	0,27	-0,28

	MAR				
	OS	I.D.	I.E.	M.D.	M.E.
P - Ca	0,99	0,86	0,92	0,91	0,92
P - Mg	0,80	0,62	-0,13	-0,38	-0,13
P - Na	0,56	0,36	-0,09	-0,23	-0,09
P - Sr	0,17	0,31	0,62	0,33	0,59
P - Fe	-0,51	-0,44	0,26	0,35	0,20
P - Cl	0,13	0,23	0,01	-0,40	0,12
P - S	-0,55	-0,01	0,10	-0,67	-0,43
Ca - Mg	0,80	0,64	0,52	-0,20	-0,10
Ca - Na	0,57	0,36	0,03	-0,20	0,04
Ca - Sr	0,11	0,21	0,42	0,23	0,51
Ca - Fe	-0,54	-0,54	0,19	0,28	0,27
Ca - Cl	0,15	0,12	-0,03	-0,44	0,10
Ca - S	-0,54	-0,22	0,19	-0,57	-0,35
Na - Cl	-0,01	0,23	0,42	-0,10	-0,03
Fe - S	0,40	0,55	0,02	-0,12	-0,16

	FRA				
	OS	I.D.	I.E.	M.D.	M.E.
P - Ca	0,92	0,88	0,89	0,77	0,87
P - Mg	0,04	0,13	-0,40	0,75	-0,20
P - Na	0,14	0,09	0,02	0,35	0,12
P - Sr	0,38	0,11	0,47	0,14	0,33
P - Fe	-0,08	-0,01	0,05	0,11	-0,03
P - Cl	-0,23	0,21	0,19	-0,24	0,29
P - S	-0,05	0,02	0,02	-0,42	0,08
Ca - Mg	0,09	-0,03	-0,49	0,61	-0,11
Ca - Na	0,31	0,21	-0,05	0,20	0,16
Ca - Sr	0,40	-0,01	0,29	0,14	0,22
Ca - Fe	-0,04	-0,03	-0,05	0,07	-0,14
Ca - Cl	-0,27	0,07	0,08	-0,02	0,17
Ca - S	-0,06	-0,06	-0,07	-0,35	0,17
Na - Cl	-0,29	-0,08	-0,07	-0,10	0,29
Fe - S	0,32	0,02	0,37	0,00	-0,27

corrélation élevée (Na-Cl). On doit noter que pour deux éléments donnés, les corrélations peuvent être positives ou négatives selon le tissu considéré, la corrélation P-Ca étant toujours positive (DAUPHIN, DENYS & DENIS, 1988; DAUPHIN & DENYS, 1988).

2. La formation des pelotes de régurgitation des rapaces

Le plus souvent, le contenu des pelotes de régurgitation a été étudié afin de reconstituer le régime et les habitudes alimentaires des rapaces, ou de mieux connaître la faune d'une région. Quelques travaux ont été également entrepris pour analyser le mécanisme de formation des pelotes (REED & REED, 1928; GRIMM & WHITEHOUSE, 1963; DUKE *et al.*, 1976), mais finalement, la physiologie et la biochimie de la digestion des rapaces sont encore assez mal connues.

La complexité du problème a été clairement mise en évidence par LEPRINCE, DANDRIFOSSE et SCHOFFENIELS (1979) qui, après avoir analysé le contenu enzymatique, le pH et le contenu en eau des pelotes de divers rapaces actuels, ont pu noter : « Wide variations of enzyme activity exist both for a single enzyme in different pellets from the same individual and between pellets from two individuals of the same species » (p. 223). Dans une espèce donnée, il apparaît que le contenu enzymatique et le pH varient avec l'âge du rapace. A partir du pH et de la quantité d'eau des pelotes, LEPRINCE, DANDRIFOSSE & SCHOFFENIELS (1979) ont proposé une répartition en trois groupes des formes étudiées : pelotes à pH élevé et faible quantité d'eau (*Aquila nepalensis, Strix aluco* et *Tyto alba*), pelotes à pH faible et grande quantité d'eau (certains Falconiformes), enfin pelotes à pH assez haut et très grande quantité d'eau (*Falco tinnunculus*).

OBSERVATIONS

1. Olduvai (Tanzanie) (fig. 2-4)

a — *Teneurs*

Les os des pelotes de Tanzanie sont, par rapport aux os frais, appauvris en S, mais très nettement enrichis en Sr, les teneurs des autres éléments étant relativement stables. La

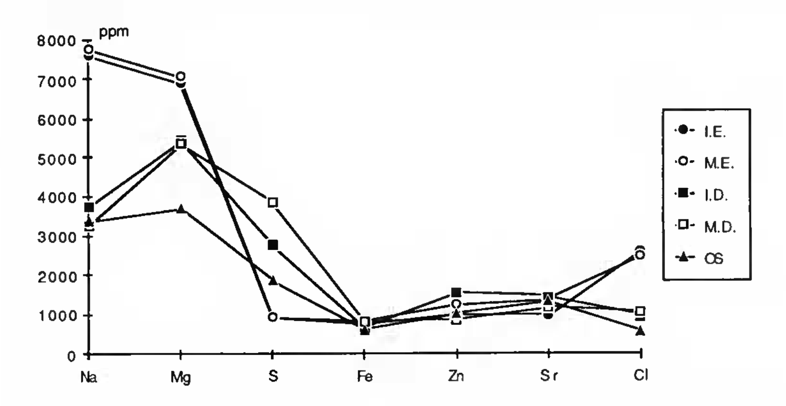


FIG. 2. — Teneurs en éléments mineurs des os et dents des pelotes d'Olduvai.

TABLEAU V. — Significations des valeurs du test t de Student de comparaison des teneurs entre les tissus frais et de chaque site. HS : très significatif; S : probablement significatif; NS : non significatif.

OLD	OS	E.M.	E.I.	D.M.	D.I.
Na	NS	S	NS	S	NS
Mg	NS	HS	HS	S	HS
S	HS	HS	HS	HS	HS
Fe	NS	NS	NS	NS	NS
Zn	NS	NS	NS	NS	NS
Sr	HS	HS	HS	HS	HS
Cl	NS	NS	HS	NS	HS
P	NS	NS	HS	HS	HS
Ca	NS	NS	HS	HS	HS

TIGH	OS	E.M.	E.I.	D.M.	D.I.
Na	HS	NS	NS	NS	NS
Mg	NS	HS	NS	HS	NS
S	HS	NS	HS	HS	NS
Fe	NS	NS	NS	NS	NS
Zn	NS	NS	NS	NS	HS
Sr	NS	NS	NS	HS	NS
Cl	HS	HS	HS	HS	NS
P	HS	NS	HS	HS	S
Ca	HS	NS	S	HS	S

MAR	OS	E.M.	E.I.	D.M.	D.I.
Na	NS	NS	HS	NS	NS
Mg	NS	HS	HS	S	HS
S	HS	NS	HS	S	HS
Fe	NS	NS	NS	NS	NS
Zn	NS	NS	NS	NS	NS
Sr	NS	NS	NS	NS	NS
Cl	NS	HS	HS	NS	HS
P	NS	S	HS	HS	HS
Ca	NS	S	HS	HS	NS

FRA	OS	E.M.	E.I.	D.M.	D.I.
Na	NS	NS	NS	NS	HS
Mg	NS	HS	NS	NS	HS
S	HS	NS	HS	HS	NS
Fe	NS	NS	NS	NS	NS
Zn	NS	NS	NS	NS	HS
Sr	HS	NS	NS	HS	NS
Cl	HS	HS	HS	HS	HS
P	HS	NS	S	HS	HS
Ca	HS	NS	S	HS	HS

TABLEAU VI. — Significations des valeurs du test t de Student de comparaison des teneurs moyennes dans les pelotes. HS : très significatif; S : probablement significatif; NS : non significatif.

OLD	I/M		E/D	
	E	D	I	M
P	NS	HS	HS	HS
Mg	NS	NS	NS	NS
S	NS	S	HS	HS
Ca	NS	HS	HS	HS
Na	NS	NS	HS	HS
Cl	NS	NS	HS	HS

TIGH	I/M		E/D	
	E	D	I	M
P	NS	NS	HS	HS
Mg	NS	HS	HS	HS
S	NS	NS	HS	HS
Ca	NS	NS	HS	HS
Na	NS	NS	HS	HS
Cl	NS	HS	HS	HS

MAR	I/M		E/D	
	E	D	I	M
P	S	HS	HS	HS
Mg	HS	NS	NS	HS
S	S	NS	HS	HS
Ca	HS	HS	HS	HS
Na	NS	NS	HS	HS
Cl	S	NS	HS	HS

FR	I/M		E/D	
	E	D	I	M
P	NS	HS	HS	HS
Mg	NS	HS	HS	HS
S	NS	HS	HS	HS
Ca	S	HS	HS	HS
Na	NS	HS	HS	HS
Cl	HS	HS	HS	HS

comparaison par le test t de STUDENT (tabl. V) confirme que pour ces deux éléments seulement, les différences de teneurs sont significatives. Les éléments majeurs sont en quantités similaires aux os frais, et les trois rapports étudiés proches de ceux des spécimens frais (tabl. I).

L'émail des molaires est fortement enrichi en Mg, plus faiblement en S, Na et Sr par rapport au tissu frais des mêmes dents (tabl. II), avec des différences significatives (tabl. V). Le

rapport Ca/P est similaire à celui de l'émail des molaires fraîches, ce qui n'est pas le cas des rapports basés sur Mg, pratiquement multipliés par un facteur 3. L'émail des incisives est plus modifié que celui des molaires, puisqu'il montre, par rapport au tissu frais, des différences significatives sauf pour Na, Fe et Zn. Les rapports calculés sur Mg sont similaires à ceux de l'émail des molaires.

La dentine des molaires est également enrichie en Mg, S et Sr; elle est par contre appauvrie en Na (tabl. III) de façon significative (tabl. V). Les quantités d'éléments majeurs sont particulièrement faibles, Ca/P étant très bas. Ceci, associé à l'enrichissement en Mg, modifie largement les divers rapports calculés. La dentine des incisives est appauvrie en Mg, enrichie en S et Sr. Contrairement aux tissus frais, le rapport Ca/P de la dentine des incisives est supérieur à celui des molaires. Incisives et molaires présentent des comportements différents pour Mg, alors que l'émail est homogène de ce point de vue, ainsi que le montrent les teneurs et les rapports (tabl. II, III).

b — *Comparaison des tissus*

Le tissu le moins modifié, par rapport aux tissus frais, est l'os avec seulement deux éléments dont les teneurs sont significativement différentes (test t de STUDENT) : S et Sr (tabl. V). Les deux tissus les plus modifiés sont l'émail et la dentine des incisives, dont le comportement est identique. Dans tous les cas, S et Sr sont significativement différents, Fe et Zn ne le sont jamais. Na a un comportement variable : il montre des valeurs significativement différentes dans les molaires, pas dans les incisives et l'os.

Les teneurs de l'émail des incisives et des molaires ne sont significativement différentes pour aucun élément (tabl. VI). Pour la dentine, seuls Ca et P sont significativement différents pour les deux types dentaires. Quant à la comparaison émail/dentine, chez les incisives et les molaires, elle met en évidence des valeurs non significatives pour Mg.

c — *Corrélations*

Les corrélations les plus élevées en valeur absolue sont dans la dentine des incisives (tabl. VI). Cependant les diagrammes montrent clairement une répartition en deux zones, notamment pour la corrélation P-Ca, contrairement à ce qui a été observé pour les tissus frais (fig. 3). Ces deux nuages correspondent à deux dents, dont l'une est en place sur un crâne et l'autre isolée; ces deux dents se différencient nettement par leurs teneurs en Ca et P (fig. 4). La dent la moins minéralisée est celle retrouvée en place; il faut également noter que l'émail de cette incisive, dont les teneurs en P et Ca semblent normales, contient une quantité de Mg inhabituellement élevée, parfois même supérieure à celle de la dentine du même spécimen. Ces deux nuages ne se retrouvent pas pour l'émail des mêmes dents. Dans l'ensemble les éléments sont nettement mieux corrélés que dans les tissus frais. La corrélation P-Ca la plus faible est celle de l'émail des molaires.

2. **Tighenif (Algérie)** (fig. 5)

a — *Teneurs*

Les os de ce site sont plus altérés que ceux d'Olduvai (tabl. V), notamment pour les éléments majeurs (P et Ca) (tabl. I), avec un rapport Ca/P affaibli. Les rapports basés sur Mg sont légèrement plus élevés que ceux des os frais (tabl. I).

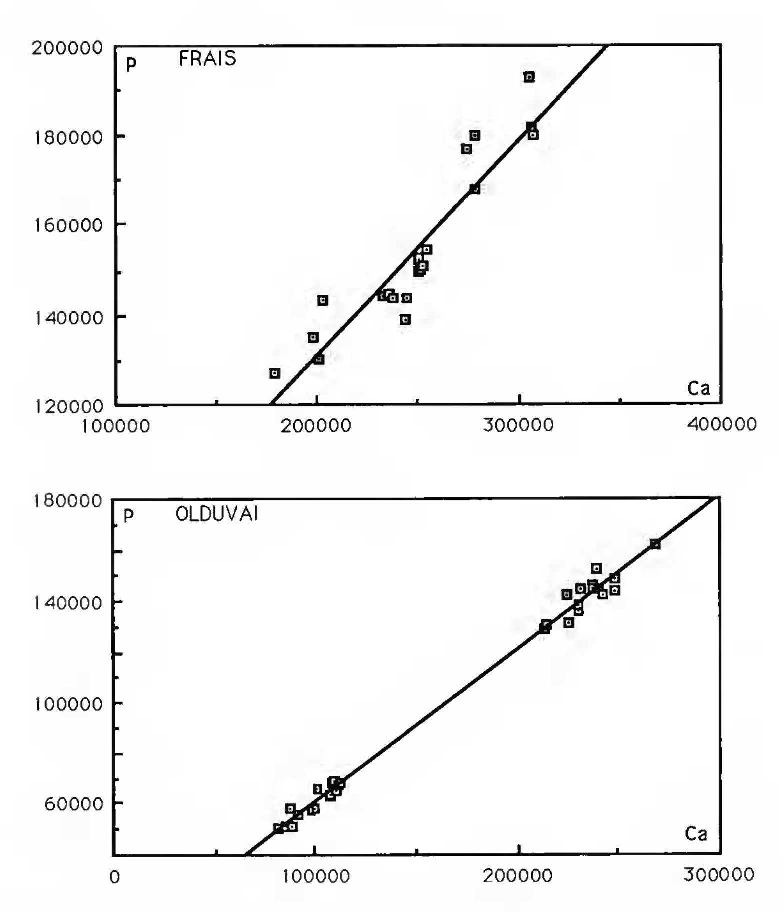


FIG. 3. — Diagrammes des corrélations linéaires P-Ca dans la dentine des incisives fraîches et d'Olduvai; ce dernier site montre deux nuages de points.

Par contre l'émail des molaires est moins nettement modifié, seules les valeurs de Mg et Cl étant significatives (tabl. V). Le rapport Ca/P est identique à celui du tissu frais, ce qui n'est pas le cas de Mg/P et Mg/Ca (tabl. II). La composition de l'émail des incisives est plus altérée, comme pour Olduvai, les éléments significativement différents étant communs avec ceux de l'os. Les rapports sont identiques à ceux du tissu frais (tabl. II). Pour ces rapports, il est délicat de séparer incisives et molaires dans ce site, alors que ces deux types de dents montrent des valeurs bien différentes pour les tissus frais.

La dentine des molaires est le tissu le plus altéré dans ce site (fig. 5; tabl. V). Les quantités de P et Ca sont moindres que dans le tissu frais, le rapport Ca/P étant moins élevé, les rapports calculés avec Mg restant inchangés (tabl. III). La dentine des incisives est peu modifiée. Tous les rapports sont plus élevés que dans le tissu frais.

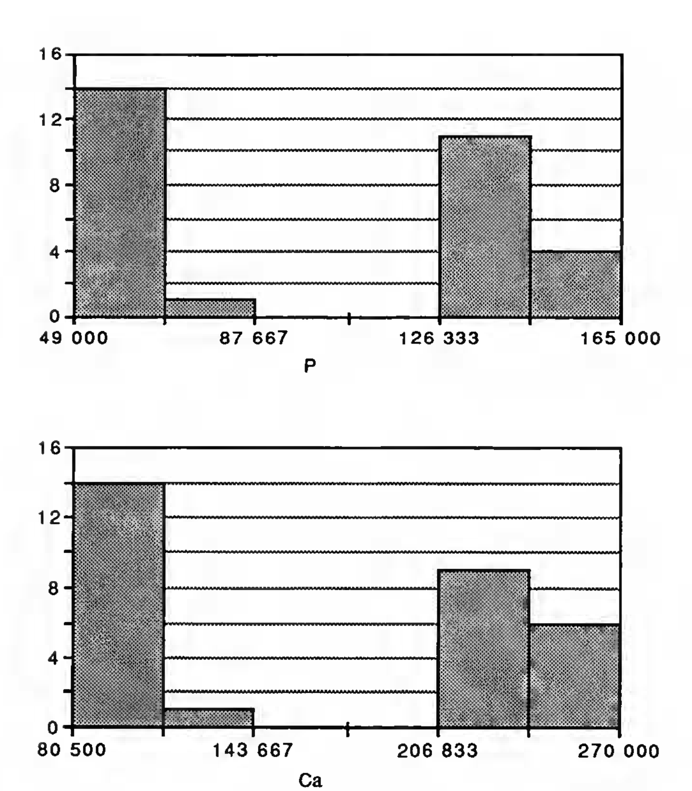


FIG. 4. — Histogrammes de fréquence des teneurs en P et Ca de la dentine des incisives des pelotes d'Olduvai, montrant deux populations distinctes.

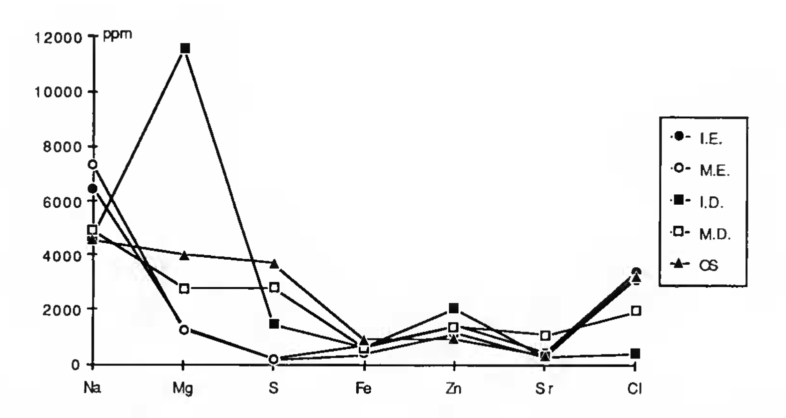


FIG. 5. — Teneurs en éléments mineurs des os et dents des pelotes d'Algérie (Tighenif).

b — *Comparaisons*

Dans l'ensemble, ce site est caractérisé par ses teneurs en Cl, Fe n'étant jamais significativement altéré. Na, Zn et Sr le sont très peu. Le tissu le plus remanié est la dentine des molaires, les moins modifiés la dentine des incisives et l'émail des molaires. Toutes les différences entre émail et dentine des incisives d'une part, et des molaires d'autre part, sont significatives. Celles entre incisives et molaires ne le sont pas pour l'émail, très peu pour la dentine (tabl. VI).

c — *Corrélations*

La majorité des coefficients de corrélations se situe entre 0,10 et 0,50 (tabl. IV). La corrélation la plus faible pour P et Ca est située dans l'émail des incisives.

3. **Maroc** (fig. 6)

a — *Teneurs*

Les os montrent des teneurs stables sauf en S (tabl. V) et les rapports sont inchangés (tabl. I).

L'émail des molaires est significativement altéré pour Mg, Cl et dans une moindre mesure pour P et Ca (tabl. V). Cependant le rapport Ca/P reste stable, ce qui n'est pas le cas de ceux basés sur Mg (tabl. II). L'émail des incisives est nettement modifié. Le rapport Ca/P est similaire à celui des molaires du même site et des molaires fraîches. Les rapports calculés sur Mg sont très altérés. Incisives et molaires présentent des rapports Mg/P et Mg/Ca différents, mais contrairement à ce qui apparaît pour les tissus frais, les incisives sont plus riches en Mg que les molaires en ce qui concerne l'émail.

La dentine des molaires est, comme l'émail des mêmes dents, modifiée pour Mg, S et surtout P et Ca (tabl. V). Les rapports sont assez proches de ceux du tissu frais (tabl. III). Le

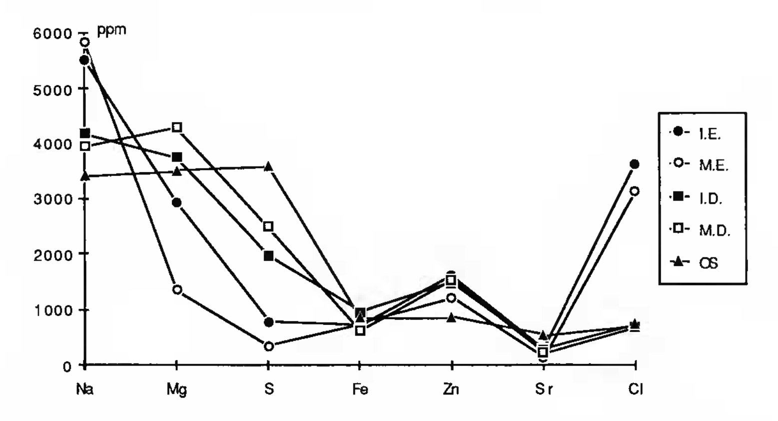


FIG. 6. — Teneurs en éléments mineurs des os et dents des pelotes du Maroc.

rapport Ca/P est le moins modifié de tous pour ce tissu. La dentine des incisives est également altérée. Le rapport Ca/P est inférieur à celui des molaires, les rapports basés sur Mg étant égaux à ces derniers.

b — *Comparaisons*

Dans l'ensemble, les tissus de ce gisement sont moins modifiés que ceux des autres sites, et ne montrent pas d'éléments caractéristiques. Émail et dentine des incisives d'une part, et des molaires d'autre part, sont nettement différenciés (tabl. VI). Par contre, la dentine des incisives diffère assez peu de celle des molaires.

c — *Corrélations*

Les coefficients de corrélations supérieurs à 0,50 sont assez nombreux (tabl. IV), ceux inférieurs à 0,10 sont assez rares. P et Ca sont les éléments les mieux corrélés, aucune valeur n'étant inférieure à 0,85, contrairement aux autres gisements.

4. **France** (fig. 7)

a — *Teneurs*

Dans l'ensemble, les os issus de ces pelotes diffèrent des os frais (tabl. I, V). Leurs teneurs en P et Ca sont significativement différentes de celles de l'os de référence, mais le rapport Ca/P est stable. Les rapports basés sur Mg montrent l'enrichissement en cet élément.

L'émail des molaires est aussi minéralisé que son équivalent frais, avec un rapport Ca/P plus élevé (tabl. II). Par contre, la perte de Mg se traduit nettement dans les rapports Mg/P et Mg/Ca, qui deviennent égaux à ceux de l'émail des incisives fraîches. Seuls Mg et Cl sont significativement modifiés. L'émail des incisives, plus altéré que celui des molaires (tabl. V), montre un rapport Ca/P supérieur à celui des dents fraîches (tabl. II).

La dentine des molaires est nettement modifiée (tabl. V), avec un appauvrissement significatif en P et Ca, le rapport Ca/P étant intermédiaire entre celui des incisives et des

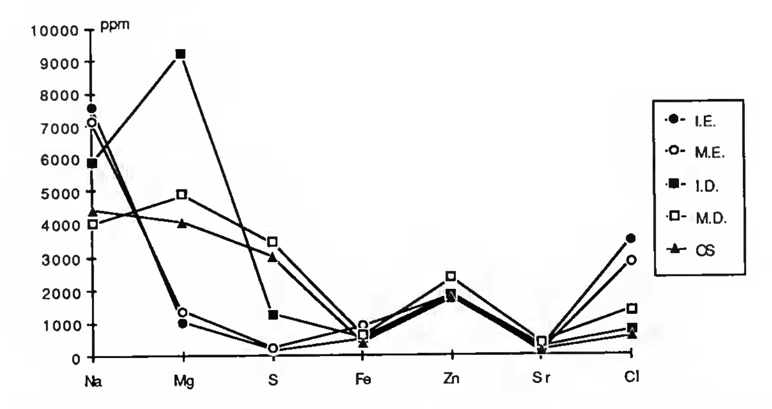


FIG. 7. — Teneurs en éléments mineurs des os et dents des pelotes de France.

molaires fraîches (tabl. III). Ce tissu est plus riche en Mg, mais les variations peuvent être, chez un individu donné, très importantes entre deux molaires contiguës. La diminution de P et Ca, associée à l'augmentation de Mg, se traduit nettement dans les rapports basés sur Mg. La dentine des incisives est encore plus remaniée que celle des molaires, les éléments concernés n'étant pas tous communs (tabl. V). Le rapport Ca/P est supérieur à celui du tissu frais, ceux basés sur Mg étant légèrement inférieurs (tabl. III).

b — *Comparaisons*

Par rapport aux tissus équivalents frais, les pièces des pelotes sont appauvries en éléments majeurs, le rapport Ca/P étant affecté de façon diverse par ces variations. La dentine est le tissu le plus modifié, l'émail des molaires le plus stable. Ce site semble caractérisé par ses teneurs en Cl. Les teneurs des principaux éléments analysés sont significativement différentes quand on compare émail/dentine des incisives, émail/dentine des molaires et incisive/molaire pour la dentine (tabl. VI). Les différences sont moins accentuées pour l'émail des incisives et des molaires.

c — *Corrélations*

Les corrélations entre éléments sont plus faibles que pour les tissus frais (tabl. IV), seuls Mg et P et Ca présentant des valeurs supérieures à 0,50. La valeur la plus faible pour P et Ca est celle de la dentine des molaires. Les valeurs inférieures à 0,10 sont majoritaires, notamment dans les incisives. Pour deux éléments donnés et un même tissu, le signe des corrélations n'est pas obligatoirement identique à celui des équivalents frais.

Discussion

1. Les divers tissus

En ce qui concerne les deux éléments majeurs de l'apatite composant les os, il n'y a pas de différences importantes entre les frais et les pelotes du Maroc ou d'Olduvai (tabl. V), ceux de France et d'Algérie étant nettement altérés. Cependant les rapports Ca/P sont assez peu affectés, sauf pour le site de Tighenif. Les teneurs en éléments mineurs montrent des variations plus importantes, variables selon les sites et les tissus, S ayant des valeurs toujours significatives quand on le compare à l'os frais. Comme pour P et Ca, les sites de Tighenif et de France sont les plus modifiés.

L'émail des incisives montre des comportements différents selon l'élément chimique pris en compte et le site. Toutes les pelotes sont appauvries en Cl, mais toutes enrichies en S. Les deux sites les plus modifiés sont ceux d'Olduvai et du Maroc, contrairement à ce qui a été observé pour les os. Toutes les molaires ont un émail dont la teneur en Mg est significativement modifiée (tabl. V). Dans l'ensemble l'émail y est beaucoup moins altéré que dans les incisives. Cependant les sites les plus modifiés sont les mêmes que pour les incisives.

La dentine des incisives fraîches se distingue de celle des molaires par des rapports Ca/P, Mg/P et Mg/Ca différents. Les sites les plus altérés sont ceux de France et d'Olduvai (tabl. V).

La dentine des molaires est affectée de façon variable selon les sites, mais tous sont modifiés dans leurs teneurs en P et Ca.

Le comportement des éléments varie dans les divers tissus. Ainsi, le tissu frais le plus riche en P et Ca est l'émail des incisives, alors que dans toutes les pelotes c'est l'émail des molaires qui devient le plus riche. Certains éléments semblent être de « bons marqueurs » des tissus : Na et Cl pour l'émail, Mg pour la dentine par exemple.

2. **Origines des variations**

Les variations de l'activité enzymatique signalée sur deux pelotes successives d'un même individu (LEPRINCE, DANDRIFOSSE & SCHOFFENIELS, 1979) sont peut-être responsables des différences observées sur la dentine des incisives d'Olduvai (fig. 4, 5). Toutefois ces différences n'ont pas été retrouvées sur l'émail des mêmes dents. Mais la dentine, avec ses nombreux canalicules, offre une surface de contact aux sucs digestifs largement supérieure à ce qui peut exister dans l'émail, et est donc plus susceptible de modification que ce dernier, plus compact.

L'origine des variations entre les sites demeure, en l'état actuel des données, difficile à préciser. En effet, deux inconnues subsistent : la part des variations liée au prédateur et aux caractéristiques de sa digestion, et celle due à la proie elle-même (taille, âge par exemple). En effet, la composition des os et dents peut refléter notamment la nourriture absorbée par la proie. Or, les pelotes étudiées ici ont des origines variées, du point de vue climatique et de la végétation, etc. Des analyses similaires faites sur des animaux frais de chaque localité permettraient de déterminer les variations originelles dues à l'alimentation de la proie. Les études concernant le régime alimentaire portent principalement sur des éléments dont les teneurs « normales » sont à la limite du pouvoir de résolution de la microsonde en EDS (Sr par exemple), et l'amplitude des différences habituellement décrites (SILLEN, 1988) dues au régime est trop faible pour être détectée ici. Il est donc très probable que les importantes variations enregistrées dans les teneurs des pièces des pelotes ont une autre cause.

Un autre élément d'incertitude concerne la position des éléments mineurs dans le réseau de l'hydroxyapatite. A cet égard, le cas du Mg est exemplaire. Selon les hypothèses classiques, il remplacerait Ca dans le réseau (MAC CONNELL, 1973; PARAMIJIT SINGH, 1986). Mais les observations de TERPSTRA & DRIESSENS (1986) semblent démontrer au contraire que Mg ne serait pas incorporé au réseau, mais serait situé en surface. Or le comportement de Mg ne sera pas le même dans les deux hypothèses. Il reste en outre à déterminer le rôle et le comportement de la matière organique des divers tissus minéralisés pendant la digestion. Aucune donnée ne semble être disponible actuellement.

CONCLUSION

L'étude de la composition chimique des os et dents de rongeurs par microanalyse localisée (EDS) met en évidence des modifications dans les divers assemblages considérés. Dans l'ensemble, malgré les variations dues au type de tissu, on peut reconnaître des tendances dans les modifications de la composition chimique, selon les sites. Ainsi les pièces d'Olduvai sont-elles nettement enrichies en Sr par rapport aux tissus frais correspondants. Ce site d'Olduvai

montre d'ailleurs les modifications les plus nombreuses, le site le plus proche des tissus frais étant au Maroc. Na, élément également considéré comme très sensible aux migrations, est resté stable dans pratiquement tous les tissus et tous les sites. Certains éléments mineurs semblent donc être de meilleurs marqueurs que les éléments majeurs. Tous sites confondus, la dentine des molaires est le tissu le plus modifié, le plus stable étant l'émail des molaires. Toutefois, il faut rappeler que dans le cas des os, seules les diaphyses, relativement compactes, ont été prises en considération, toutes les zones poreuses ayant été éliminées des zones d'analyses.

Les corrélations entre les éléments sont largement modifiées dans les pelotes. Dans un site donné, les corrélations sont très variables selon les tissus. Il est très difficile de déceler des tendances générales en ce domaine.

En l'état actuel des données sur la physico-chimie de la digestion chez les rapaces, on ne peut détecter aucune tendance générale à l'homogénéisation ou à l'hétérogénéisation de la composition chimique des tissus des rongeurs. En tout état de cause il reste donc difficile, même lorsque le prédateur est connu, de prévoir les modifications subies par les tissus pendant la digestion. Cependant cette notion de conservation chimique différentielle des tissus rejoint celle de la conservation mécanique différentielle des éléments osseux dans les pelotes, mais également dans les sites fossilifères. Ce phénomène, qui nécessite des études plus poussées des relations structure-composition des tissus osseux et dentaires est fondamental pour la compréhension des processus ultérieurs de diagenèse.

Malgré toutes les incertitudes qui subsistent, il est bien évident que les modifications intervenant dans la composition chimique des tissus ne seront pas dépourvues d'implications sur le comportement des squelettes pendant les diverses phases de la fossilisation. Leur résistance aux contraintes chimiques et mécaniques ne sera pas identique à celle présentée par des rongeurs ayant échappé à la prédation des rapaces. Non seulement l'état de conservation des os sera différent (taux, aspect et zones de fracturation par exemple), mais aussi leur représentation (conservation préférentielle de certains types d'os). Malgré les travaux déjà effectués sur ce thème (Denys, 1985, 1986), il n'est pas encore possible d'établir une corrélation entre ces divers caractères. Enfin cette étude ne traite que du cas des rongeurs; or il est fort possible que la digestion affecte différemment os et dents appartenant à d'autres taxons (lézards, insectivores, petits oiseaux...) présents dans les pelotes. La composition faunique du futur gisement fossile sera alors modifiée dans l'hypothèse d'une conservation préférentielle de certains taxons. Or l'analyse des compositions fauniques de sites fossiles est à la base de nombreuses interprétations paléoécologiques ou stratigraphiques.

Remerciements

Nous remercions le Dr. F. Petter (Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux) du Muséum national d'Histoire naturelle), et le Pr. J. J. Jaeger (Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de l'Université Paris 6), qui ont mis à notre disposition les pelotes du Maroc et d'Olduvai. Ce travail a été financé par l'URA 723 du CNRS et un contrat sur l'ATP Archéométrie du CNRS.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHALINE, J., & P. MEIN, 1979. — Les rongeurs et l'évolution. Paris, Doin éds., 235 p.

DAUPHIN, Y., & C. DENYS, 1984. — Apports du M.E.B. à l'étude taphonomique des microvertébrés de Laetoli-Olduvai (Tanzanie) et de Ternifinne (Algérie). 10e RAST, Bordeaux, p. 168.

DAUPHIN, Y., & C. DENYS, 1988. — Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés. 1 — Composition chimique élémentaire des tissus minéralisés de quelques rongeurs sauvages actuels. *Revue Paléobiol.*, **7** (2) : 307-316.

DAUPHIN, Y., C. DENYS & A. DENIS, 1988. — Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés : modification de la composition chimique des os et des dents de rongeurs issus de pelotes de régurgitation de rapaces. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. III, **307** : 603-608.

DENYS, C., 1985. — Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **7**, sect. A, (4) : 879-933.

— 1986. — Le gisement pliocène de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est) : analyse taphonomique des assemblages de microvertébrés. *Palaeontogr.*, A, **194** (1/3) : 69-98.

DENYS, C., D. GERAADS, J. J. HUBLIN & H. TONG, 1987. — Méthode d'étude taphonomique des microvertébrés. Application au site pléistocène de Tighenif (Ternifine, Algérie). *Archeozoologia*, **1** (2) : 53-82.

DODSON, P., & D. WEXLAR, 1979. — Taphonomic investigations of owl pellets. *Paleobiology*, **5** : 275-284.

DUKE, G. E., O. A. EVANSON, P. T. REDIG & D. D. RHOADES, 1976. — Mechanism of pellet egestion in great-horned owls (*Bubo virginianus*). *Am. J. Physiol.*, **231** (6) : 1824-1829.

DUKE, G. E., A. A. JAEGER, G. LOFF & O. A. EVANSON, 1975. — Gastric digestion in some raptors. *Comp. Biochem. Physiol.*, **50** A : 649-656.

GRIMM, R. J., & W. M. WHITEHOUSE, 1963. — Pellet formation in a great horned owl : a roentgenographic study. *Auk.*, **80** : 301-306.

HERMAN, H., 1964. — La composition des dents du lapin : étude chimique et spectrométrique dans l'infra-rouge. *Bull. Soc. Chim. biol.*, Paris, **46** : 385-394.

JAEGER, J. J., 1979. — Les faunes de Rongeurs du Pliocène et du Pléistocène d'Afrique orientale. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, **21** (3) : 301-308.

KORTH, W. W., 1979. — Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. *Ann. Carneg. Mus. nat. Hist.*, **48** : 235-285.

LEPRINCE, P., G. DANDRIFOSSE & E. SCHOFFENIELS, 1979. — The digestive enzymes and acidity of the pellets regurgitated by raptors. *Chem. System. Ecol.*, **7** : 223-227.

MAC CONNELL, D., 1973. — Apatite — its crystal chemistry, mineralogy, utilization and biological occurrence. Springer-Verlag, Wien, New York, 111 p.

PARAMIJT SINGH, 1986. — Microstructure, mineralogy and geochemistry of indian vertebrates with special reference to the Siwalik vertebrate assemblages from the Pinjor formation of Himachal Pradesh and Haryana. Thesis for Dr Phil., Panjab University, 317 p.

REED, C. I., & B. P. REED, 1928. — The mechanism of pellet formation in the great horned owl (*Bubo virginianus*). *Science*, **58** : 359-360.

SILLEN, A., 1988. — Elemental and isotopic analyses of mammalian fauna from Southern Africa and their implications for paleodietary research. *Am. J. Phys. Anthropol.*, **76** : 49-60.

TERPSTRA, R. A., & F. C. M. DRIESSENS, 1986. — Magnesium in tooth enamel and synthetic apatites. *Calcif. Tissue Int.*, **39** : 348-354.